



Introducción de especies exóticas de interés cinegético: implicaciones ecológicas sobre especies nativas y herramientas de gestión en cotos de caza

Autor: Marisa Sicilia García

Institución: Coordinadora Estatal de Ciencias Ambientales (CECAA)

Otros autores: María Miranda (Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (IREC)); Jorge Cassinello (Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (IREC))

Resumen

La introducción de especies exóticas con fines cinegéticos es una práctica común en España y en muchos otros países del mundo. Estas introducciones podrían suponer un problema para la biodiversidad y conservación de los ecosistemas hospedadores. Uno de los principales problemas ocurriría cuando el hábitat está ocupado por especies nativas con nichos similares a las introducidas, ya que podrían generarse situaciones de competencia por los recursos. En España destacamos el caso del muflón europeo (*Ovis aries musimon*) y el arruí (*Ammotragus lervia*), dos especies de ungulados introducidos con fines cinegéticos tanto en áreas naturales protegidas como en fincas de caza. En muchas ocasiones estas dos especies comparten hábitat con el nativo ciervo ibérico (*Cervus elaphus hispanicus*), una especie de alto valor ecológico y económico en nuestro país. A pesar de la presencia común del arruí y el muflón en nuestros campos, pocos estudios se han llevado a cabo para evaluar la influencia de estas especies sobre el autóctono ciervo. En este trabajo se han analizado desde una visión integradora dos estudios llevados a cabo en una finca de caza donde conviven las tres especies. Uno de los estudios analizó los patrones de selección de hábitat por especie, mientras que el otro se centró en los patrones de solapamiento espacial y temporal entre las tres especies. La síntesis de ambos trabajos permite, por una parte, analizar las relaciones interespecíficas a nivel espacial desde un punto de vista global, para así poder inferir la existencia de competencia (por explotación y/o interferencia); por otra, interpretar la información obtenida desde un punto de vista de la gestión cinegética, para que pueda ser utilizada en la mejora de las herramientas de manejo que se dan en este tipo de fincas.

Palabras clave:

especies;biodiversidad;conservación;exóticas;ecosistemas;caza;hábitats;herramientas;gestión

INTRODUCCIÓN

La caza en España constituye un importante sector socio-económico que da trabajo a miles de personas y genera millones de euros (v.g., 30.000 empleos y 3.000 millones de euros durante la temporada 2010-2011; Garrido 2012), ocupando los cotos de caza más del 60% del territorio español (MAGRAMA 2012). Dentro de la caza mayor, donde la mayoría de las especies son ungulados, el ciervo ibérico (*Cervus elaphus hispanicus*) es la especie más valorada entre los cazadores de nuestro país, ocupando el primer puesto en cuanto a ingresos económicos se refiere (MAGRAMA 2010). En España, al igual que en otras muchas zonas del mundo, la gestión de los cotos de caza mayor implica medidas de manejo como la introducción de especies exóticas, provisión de agua y comida suplementaria, vallado o control selectivo de poblaciones (Lazo et al. 1994; Carranza 1999; Pérez-González et al. 2010; Miranda et al. 2012; Torres-Porras et al. 2014).

Centrándonos en la introducción de especies, podemos definir un organismo exótico como aquél que ha sido introducido por la acción humana en un área fuera de los límites naturales de su rango (pasado o presente) y de sus áreas de dispersión potenciales (Falk-Petersen et al. 2006). Numerosos ungulados han sido introducidos con fines cinegéticos más allá de su distribución natural en todo el mundo (e.g. Long 2003; Dolman & Waber 2008; Spear & Chown 2009). La gestión de estas especies exóticas no está exenta de controversias, ya que los intereses socio-económicos que generan compiten normalmente con los impactos negativos que producen sobre los ecosistemas en los que son introducidas (ver v.g., Veblen et al. 1992; Gortázar et al. 2000; Bradshaw et al. 2007). Estos impactos negativos afectan a los distintos niveles del ecosistema y entre ellos destacamos los siguientes (para una amplia revisión ver Vázquez 2002; Dolman & Waber 2008; Spear & Chown 2009):

- Efectos sobre el suelo: aumento de la erosión, alteración del ciclo del nitrógeno, alteración de las propiedades edáficas, etc. Sin embargo, estos impactos han sido escasamente estudiados en especies de ungulados estrictamente herbívoros (Spear & Chown 2009).
- Efectos sobre la comunidad vegetal: impacto negativo en la regeneración del bosque y sotobosque por daños a plantones (bien por consumo directo, pisoteo, etc), disminución de la riqueza de especies autóctonas en favor de otras exóticas en los distintos niveles de vegetación (herbáceas, sotobosque, bosque), disminución de la densidad de masa vegetal por consumo directo, extinción de especies endémicas (sobre todo en islas).
- Efectos sobre especies nativas de ungulados: mediante hibridación e introgresión, competencia aparente (aquella que se produce cuando la especie introducida causa un incremento en el número de depredadores, parásitos o patógenos haciendo a la especie nativa más susceptible), competencia interespecífica por interferencia y/o explotación.

Para entender la competencia interespecífica que puede generarse entre especies nativas y exóticas es necesario conocer los dos tipos principales de relaciones competitivas existentes: (Birch 1957; Case & Gilpin 1974; Keddy 1989; Caughley & Sinclair 1994; Putman 1994, 1996): competencia por explotación, la cual ocurre cuando una especie usa un recurso limitado, reduciendo su disponibilidad para la otra especie; y

competencia por interferencia, que resulta cuando la especie dominante agrede a la otra mediante interacción física, química o comportamental, evitando que ésta acceda libremente a un determinado recurso sin tener que agotarlo previamente. De esta forma, la competencia por explotación sería una relación indirecta entre dos especies que disminuiría cuanto más se diferenciaron sus nichos ecológicos, mientras que la competencia por interferencia sería una relación directa que disminuiría simplemente con la separación espacio-temporal de ambas especies (Putman 1994, 1996). Ambos tipos de competencia están relacionados entre sí, ya que un solapamiento en el uso de hábitat puede aumentar la probabilidad de encuentros y, por tanto, de interferencia entre dos especies (Morse 1977; Waser 1982), aunque no siempre lo primero conlleva a lo último (Krämer 1973; Putman 1994, 1996; Chapman et al. 1993; Stewart et al. 2002).

La competencia interespecífica en general adquiere una especial importancia en sistemas que han sido alterados (por ejemplo, al introducir una especie exótica) (Putman 1996). Según este autor, la existencia de competencia interespecífica en sistemas naturales sin alterar sería casi inexistente ya que, a una escala evolutiva, se espera que la selección natural haya promovido una clara separación entre los diferentes ungulados (exclusión competitiva) para evitar precisamente los efectos negativos de la competencia a nivel poblacional (efectos sobre la densidad de población). Por tanto, se espera que si los ungulados exóticos presentan un nicho ecológico similar al de las especies nativas, el solapamiento en el uso de los recursos y el hábitat sea alto (Putman 1996), y esto, bajo condiciones de escasez de los recursos daría lugar a una situación de competencia potencial (de Boer & Prins 1990). No obstante, aunque estas especies nativas y exóticas mantengan un solapamiento de sus nichos ecológicos, podría darse la situación de que una de ellas dominara sobre las demás provocando así una separación temporal, e incluso espacial, por interferencia (por ejemplo, mediante agresiones directas) que quizás fuera más aparente a corto plazo (v.g., Stewart et al. 2002; Faas & Weckerly 2010).

OBJETIVOS

La introducción de ungulados exóticos en fincas manejadas es una práctica común en la Península Ibérica (v.g., Cassinello 1998; Gortázar et al. 2000). El muflón europeo (*Ovis aries musimon*) y el arruí (*Ammotragus lervia*) son dos bóvidos exóticos que fueron introducidos hace más de 4 décadas y que han establecido poblaciones naturales en diferentes áreas del país, algunas de ellas protegidas debido a su alto valor ecológico (Rodríguez-Piñero & Rodríguez-Luengo 1992; Garzón-Machado et al. 2010). A pesar de ello, apenas existen estudios que aborden el reparto o solapamiento de hábitat entre estas especies y los ungulados nativos bajo condiciones de manejo en ambientes mediterráneos (Spear and Chown 2009; aunque ver Miranda et al. 2012).

Con este trabajo se quieren describir de forma integradora dos estudios llevados a cabo por la autora y colaboradores (Sicilia 2011):

- ESTUDIO 1. *Estudio de los patrones de selección de hábitat de cada especie a escala de paisaje.*
- ESTUDIO 2. *Estudio de los patrones de solapamiento espacial y temporal entre las tres especies.*

Ambos se desarrollaron en finca manejada y vallada con fines cinegéticos, un paisaje común en muchas áreas de la Península Ibérica (Gortázar et al. 2006; Macaully et al. 2013), donde conviven arrui, muflón y ciervo ibérico.

Por tanto, los objetivos del presente trabajo son los siguientes:

1. Aumentar el conocimiento sobre las relaciones interespecíficas a nivel espacial entre las tres especies y, de esta forma, poder inferir si existe competencia tanto por explotación (Estudio 1) como por interferencia (Estudio 2).
2. Interpretar la información obtenida desde un punto de vista de la gestión, para que pueda ser utilizada en la mejora de las herramientas de manejo que se dan en este tipo de fincas.

METODOLOGÍA

1. ÁREA DE ESTUDIO

Ambos estudios se llevaron a cabo en una finca de caza de 724ha situada en la provincia de Ciudad Real (Castilla-La Mancha) (Figura 1). Éste área tiene un clima mediterráneo-continental caracterizado sobre todo por sus veranos muy secos y calurosos (valores medios: 38mm, 23.7°C). La temperatura es suave en primavera y otoño (valores medios: 16.8°C y 10.4°C, respectivamente) y más fresca en invierno (valor medio: 7.9°C). Aunque las lluvias más abundantes se dan en primavera y otoño (valores medios: 116mm y 114mm, respectivamente) en invierno las lluvias son relativamente altas también (valor medio: 98mm) (Agencia Estatal de Meteorología 2010). La topografía es suave con un rango de elevación entre los 650m y 850m sobre el nivel del mar. El paisaje está formado por un mosaico de zonas abiertas de cultivo alternadas con zonas de matorral mediterráneo donde predominan *Cistus ladanifer*, *Phillyrea angustifolia*, *Rosmarinus officinalis*, *Quercus ilex*, *Genista hirsuta* y varias especies del género *Erica*. Las áreas abiertas son parte de un sistema rotativo de cultivo que comprende las siguientes fases: tierra arada, barbecho de un año y barbecho de dos años (a partir de ahora ARADO, 1BARBECHO, 2BARBECHO, respectivamente). 2BARBECHO pasa a ARADO a finales del año "0" (aunque algunas zonas de 2BARBECHO permanecieron sin arar durante más de un año en nuestra zona de estudio; ver Figura 1). La tierra arada es sembrada durante la primavera pero las hierbas suelen empezar a crecer con las primeras lluvias de otoño (cerca del final del año "1"). Al principio del año "2", cuando la vegetación está bien desarrollada el ARADO se considera ya 1BARBECHO. Al siguiente año (año "3") el 1BARBECHO pasa a ser 2BARBECHO (Figura 1). Los tamaños relativos de cada tipo de hábitat (ARADO, 1BARBECHO, 2BARBECHO, matorral) fueron 7.2%, 8.9%, 14.5% y 69.4% durante el año 2006; 10.3%, 7.2%, 13.1% y 64.4% durante el 2007; 8.9%, 10.3%, 11.4% y 69.4% durante el 2008, respectivamente. 1BARBECHO está principalmente representado por gramíneas y leguminosas, mientras que 2BARBECHO alberga una mayor diversidad de vegetación incluyendo principalmente especies de las familias Asteraceae, Leguminosae, Brassicaceae y Linaceae.

Entre las medidas de gestión usadas en esta finca, aparte de las áreas de cultivo, pueden enumerarse las siguientes (ver Figura 1):

- Valla cinegética en todo el perímetro
- Suministro de comida suplementaria en 40 comederos repartidos por toda la finca
- Agua siempre disponible en charcas artificiales permanentes repartidas por toda la finca

- Control selectivo de poblaciones

2. ESPECIES DE ESTUDIO

El arrui es un caprino que tiene su origen en el norte de África está clasificado como “Vulnerable” por la UICN (Vulnerable C1; Cassinello et al. 2008). Sin embargo, ha sido introducido con éxito en EEUU y España (Gray 1985; Cassinello 1998) donde sus poblaciones han crecido significativamente debido a su alta capacidad de expansión y plasticidad ecológica (Barrett and Beasom 1980; Cassinello 2000; Cassinello et al. 2004). El muflón europeo es, en su forma actual, una oveja salvaje proveniente de las islas mediterráneas de Córcega, Cerdeña y Chipre, donde sus poblaciones están también en recesión (Hadjisterkotis 2000). Sin embargo, al igual que en el caso del arrui, ha sido introducido con éxito en diversos países de Europa desde el siglo XIX, y desde los años 50 en numerosas áreas naturales protegidas y fincas de caza de España (Rodríguez-Luengo et al. 2002, 2007). El ciervo ibérico es endémico de la Península Ibérica donde está ampliamente distribuido. Esto se debe en parte a la expansión promovida por el hombre debido a su creciente interés como especie cinegética, unido por otra parte a su alta plasticidad ecológica (Acevedo & Cassinello 2009).

El peso medio varía de forma importante entre las tres especies de estudio, siendo el ciervo la especie de mayor tamaño (machos 80-160 kg, hembras 50-100 kg, Carranza 2004), seguido del arrui (machos 50-132 kg, hembras 12-68 kg, Cassinello 2002) y por último el muflón (machos 40-60 kg, hembras 30-40 kg, Bang & Dahlstrom 1974).

En el área de estudio, la población de ciervo fue la más abundante (0,55 ind/ha), seguida del muflón (0.08 ind/ha) y por el arrui en último lugar (0.03ind/ha). Las tres especies fueron introducidas con fines cinegéticos en la finca de estudio en el año 1988 y su número desde entonces está controlado mediante caza selectiva.

3. RECOGIDA Y ANÁLISIS DE DATOS

Los datos para ambos estudios se recogieron entre enero de 2006 y enero de 2008 desde ocho puntos de observación (torres elevadas de madera o puestos de camuflaje) que permitían observar la totalidad de la finca. Cada día de muestreo se visitaba sólo un punto de observación y se tomaban datos durante las tres horas posteriores al amanecer o anteriores al atardecer, cuando la actividad de los animales es máxima (v.g., Johnston 1980, Bon et al. 1990, Carranza et al. 1991). En total se muestreó durante 103 días.

El muestreo consistió en registrar cada individuo o grupo de animales observado de cada especie, y localizarlo sobre un mapa topográfico de la finca. Las coordenadas geográficas se obtuvieron posteriormente mediante fotografías aéreas digitalizadas, usando ArcView 3.2a (ESRI 2000). A estos datos se les llamo “localizaciones animales”. Se definió un “grupo de animales” como el formado por individuos que se mueven sincrónicamente, interaccionando unos con otros, y separados unos de los otros no más de 30m (Bon et al. 1990, Frid 1994). El área de estudio fue fácilmente barrida desde los puntos de observación, sin embargo, se dedicó más tiempo a observar las zonas de matorral para evitar sesgos debidos a la visibilidad. Todos los individuos/grupos de animales podían ser fácilmente detectados y diferenciados durante el periodo de muestreo, por lo que se consideraron independientes. Se registraron un total de 840 localizaciones animales para el ciervo, 201 para el muflón y 76 para el arrui. Aparte de la localización de los

individuos/grupos se registraron u obtuvieron los valores de cada uno de ellos para las siguientes variables:

- Tipo de hábitat: variable categórica con cuatro valores (ARADO, 1BARBECHO, 2BARBECHO, matorral).
- Distancia mínima a comederos
- Distancia mínima a charcas
- Periodo reproductivo: debido a que el estado reproductivo influye en el comportamiento de los animales y éste a su vez en la selección de hábitat (Shank 1985; Williamson 1990; Cransac & Hewison 1997; Pipia et al. 2008) se definió esta variable cuantitativa que consta de cuatro niveles: periodo de cría (CRÍA) correspondiendo con la época de nacimiento de las crías y el principio de la lactación; período entre la cría y el celo (CRÍA-CELO), que coincide con el principal periodo de lactación; periodo de celo o reproducción (CELO); y periodo entre el celo y la cría (CELO-CRÍA). Para cada especie de ungulado estos periodos coinciden con unas determinadas épocas del año que pueden no ser similares a las de otras especies (Tabla 1)
- Tamaño de grupo: número total de individuos en el grupo
- Comportamiento de grupo: comportamiento principal observado en el grupo en el momento de su primer avistamiento. Es una variable categórica que consta de tres niveles: comiendo, vigilando y otros.
- Tipo de grupo: esta variable se definió en función de la presencia o no de machos adultos en los grupos. Por tanto, tiene dos niveles posibles: machos y no-machos.

A continuación se resume de manera muy somera en qué consistió la metodología de cada uno de los dos estudios en los que se basa el presente trabajo:

- ESTUDIO 1. *Estudio de los patrones de selección de hábitat de cada especie a escala de paisaje.*

A fin de poder estudiar la selección de hábitat (y no solamente el uso) se compararon las localizaciones animales con puntos distribuidos al azar ("localizaciones azar"), entendidos éstos como medida de disponibilidad de los diferentes elementos del hábitat (Fischer & Gates 2005). Estos puntos fueron generados usando la extensión "animal movement" (Hooge & Eichenlaub 1997) en ArcView 3.2a (ESRI 2000). Asimismo, se utilizaron las siguientes variables explicativas de las ya mencionadas anteriormente: Tipo de hábitat, Distancia mínima a comederos, Distancia mínima a charcas y Periodo reproductivo. Los valores para las mismas se obtuvieron tanto para las localizaciones animales como para las obtenidas al azar. Se usaron modelos de regresión logística para analizar el efecto de estas variables sobre los patrones de selección de hábitat (Hosmer & Lemeshow 2000; Manly et al. 2002; Fischer & Gates 2005) y múltiples tests de la chi-cuadrado de Pearson para ver la significación entre niveles cuando la variable aparecía significativa en el modelo global (Newcombe 1998).

- ESTUDIO 2. *Estudio de los patrones de solapamiento espacial y temporal entre las tres especies.*

En este estudio se midió la co-ocurrencia de especies y para ello se agrupó a las mismas en pares (de aquí en adelante, "diadas"). En estudios de ecología la asociación de una especie (A) (de aquí en adelante "focal") con otra especie (B) (de aquí en adelante

“secundaria”) no es necesariamente igual a la asociación de B con A, ya que cuando ambas aparecen separadas, el observador puede ver una especie más frecuentemente que la otra, sobre todo cuando las densidades de ambas poblaciones no están equilibradas (Waser 1982, Ginsberg and Young 1992), como es el caso de nuestro estudio. Para evitar este sesgo, se consideraron todas las combinaciones posibles de especies focal y secundaria, por lo que se obtuvieron seis diadas diferentes: muflón-ciervo, arruí-ciervo, ciervo-muflón, arruí-muflón, cievo-arui, muflón-arui. Una vez definidas las diadas se registró la presencia o ausencia simultánea de cualquier individuo/grupo de la especie secundaria dentro de un rango ≤ 100 m alrededor de cada individuo/grupo de la especie focal (Cooper et al. 2008, Proffitt et al. 2010), en base a las “localizaciones animales” de las que hablábamos en el Estudio 1. Para evaluar la influencia de las condiciones ecológicas, sociales y comportamentales sobre la probabilidad de co-ocurrencia se tuvieron en cuenta las siguientes variables, anteriormente explicadas: Tipo de hábitat, Periodo reproductivo, Tamaño de grupo, Comportamiento de grupo y Tipo de grupo. La variable Tipo de hábitat se modificó ligeramente con respecto al anterior estudio, incluyendo, además de los niveles citados (ARADO, 1BARBECHO, 2BARBECHO, matorral) dos más: COMEDERO y CHARCA (cuando el individuo/grupo se encontraba dentro de un radio menor de 50m del comedero o menor de 10m de la charca, respectivamente). De esta manera la influencia de charcas y comederos se analizó desde un enfoque diferente al del estudio anterior (Estudio 1). Para todas estas variables, excepto para el Periodo reproductor, el valor que se toma en cada diada es el referente a la especie focal. El periodo reproductor en última instancia definió las diadas consideradas para el análisis ya que sólo se consideraron aquellas donde el estado reproductivo de ambas especies era el mismo (por ejemplo, ambas estaban en periodo de CRÍA). Esto fue así excepto para el CELO, el cual se subdividió en dos categorías a su vez, una que abarcaba cuando las dos especies (focal y secundaria) estaban en celo y otra cuando sólo una de las dos lo estaba (Tabla 2). Se utilizaron tests de la chi-cuadrado de Pearson para comparar las probabilidades de co-ocurrencia entre cada par de diadas (Newcombe 1998) y modelos de regresión logística para analizar el efecto de los distintos tipos de variables sobre la probabilidad de co-ocurrencia de cada diada. Las variables incluidas en cada modelo se definieron usando el Criterio de Información de Akaike ajustado a muestras pequeñas (AIC_c) (Burnham & Anderson 2002).

DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS

1. RESUMEN ESTUDIO 1

Los patrones de selección de hábitat del ciervo estuvieron fuertemente influidos por su periodo reproductivo, mientras que los del muflón y el arruí fueron más consistentes a lo largo del año. En general, las zonas de cultivo (áreas abiertas) estuvieron entre los hábitats más seleccionados por las tres especies aunque la localización de comederos y charcas fue un factor importante que afectó a los patrones de selección de determinados hábitats y periodos, como el matorral en verano (Smit et al. 2007; Sahlsten et al. 2010).

En cuanto a la comparación interespecífica de los patrones de selección, se observó un alto solapamiento en la selección de algunos recursos, aunque éste dependió de la época del año. Los resultados mostraron un cierto grado de solapamiento en el barbecho de un año (1BARBECHO) durante todo el año entre las tres especies, y en las áreas de

matorral cercanas a charcas desde mediados de agosto a septiembre (coincidiendo con la época del celo del ciervo) entre el ciervo y el muflón.

2. RESUMEN ESTUDIO 2

Se encontraron diferencias significativas en la probabilidad de co-ocurrencia entre las diferentes diadas, las cuales no siempre estuvieron relacionadas con las densidades de población. De esta forma los grupos de arrui se vieron asociados más frecuentemente con los del muflón, y menos con los de ciervo, respecto a lo que se esperaría por azar según sus densidades poblacionales.

El tipo de hábitat fue la variable que más explicó la asociación de las diadas con ciervo, aunque no fue así en el caso de las diadas de arrui y muflón.

3. INTERACCIONES INTERESPECÍFICAS: ¿SE PUEDE INFERIR COMPETENCIA POTENCIAL ENTRE LAS DIFERENTES ESPECIES ESTUDIADAS?

Afirmar la existencia de competencia interespecífica implica demostrar que las interacciones que se producen entre dos especies por el uso de los recursos generan un efecto negativo (por ejemplo, alteración de la dinámica poblacional) en al menos una de las poblaciones (Wiens 1989). Sin embargo, estos efectos son difíciles de observar en comunidades silvestres de ungulados herbívoros, por la dificultad que supone la manipulación experimental de este tipo de poblaciones (Dolman & Waber 2008; Spear & Chown 2009), y porque los parámetros poblacionales pueden depender de diversos factores, entre ellos el control por parte del hombre en relación a intereses económicos (Putman 1996). Por ello, la mayoría de los trabajos se centran en inferir una competencia potencial demostrando solapamiento en el uso de los recursos así como comportamientos directos (agresiones, evitación) entre las especies (v.g., Krämer 1973; Chapman et al. 1993; Sinclair 1985; Jenkins & Wright 1988; Gordon & Illius 1989; Bartos et al. 2002; Ferreti et al. 2008, 2011; Faas & Weckerly 2010; Darmon et al. 2012). Recordemos además que, aunque varias especies muestren un solapamiento de sus nichos ecológicos, la posible separación espacio-temporal (normalmente provocada por interferencia) juega un papel importante en el establecimiento de una potencial competencia por explotación (Putman 1994, 1996).

Según nuestros estudios, entre el ciervo y el arrui podría existir competencia por explotación en los hábitats abiertos, sobre todo en el barbecho de un año, durante la época de escasez (verano) (Estudio 1). Sin embargo, los estudios previos de dieta mostraron un bajo solapamiento para ambas especies en la selección de herbáceas durante este periodo (Miranda et al. 2012). Por otra parte, la selección de áreas cercanas a comederos durante este mismo periodo (aunque en principio de hábitats diferentes en cada especie), podría provocar situaciones de competencia, especialmente por interferencia (Berger 1985). Los resultados del Estudio 2 mostraron una baja probabilidad relativa de encontrar grupos de arrui junto a grupos de ciervo en estos hábitats comúnmente seleccionados (zonas abiertas y comederos). Una de las hipótesis planteadas para explicar estos resultados sería que el arrui estaría evitando al ciervo en el presente (Fisler 1977; Berger 1985; Faas and Weckerly 2010), quizás por encuentros agonísticos directos en el pasado, que indicarían una posible dominancia del ciervo sobre el arrui (Ferreti et al. 2008). Además, el hecho de que el arrui sea la especie cuyos patrones de selección de hábitat menos se ajustan a los observados en otros estudios

(no seleccionó el matorral en ninguna época del año a pesar de que en estudios previos habían mostrado su preferencia por este tipo de hábitat, ver v.g. Cassinello 2000), y cuyo hábitat natural menos se asemeja al de la zona de estudio (ver, v.g., Cassinello 1998), apoyaría la hipótesis de un desplazamiento por parte del ciervo, quizás debido en parte a la menor densidad de su población respecto a las otras dos especies (McCullough 1999).

Entre el ciervo y el muflón podría existir competencia por explotación tanto en los hábitats abiertos, sobre todo en el barbecho de un año, como en las áreas de matorral cercanas a charcas, durante la época de escasez (Estudio 1). Dado el solapamiento en las preferencias botánicas entre ambas especies (sobre todo por las arbustivas) durante este periodo (Miranda et al. 2012), la competencia por explotación podría ser alta en estas áreas. Además, el estudio del solapamiento espacio-temporal (Estudio 2) mostró una alta probabilidad relativa de encuentros en determinadas zonas abiertas (entre ellas el barbecho de un año) durante todo el año, en los que además, la actividad principal del muflón (la especie más pequeña) fue principalmente la alimentación (Estudio 2). Por tanto, parece que no existe una evitación por parte de ninguna de las dos especies, lo que apoyaría aún más la existencia de una potencial competencia por explotación en las zonas de pasto durante la época de escasez (Bartos et al. 2002; Ferreti et al. 2008). En el caso del matorral, sin embargo, la probabilidad de encuentros entre ambas especies fue baja a lo largo de todo el año, quizás porque no se tuvo en cuenta la relación entre las fuentes artificiales y los tipos de hábitats. Aun así, la probabilidad de encuentros fue especialmente alta tanto en comederos como en charcas, por lo que se esperaría una alta competencia potencial en el uso de estos recursos, sobre todo por interferencia (Berger 1985; Bartos et al. 1996). A pesar de que el muflón es la especie de menor tamaño, y de que se haya observado en ciertas ocasiones un desplazamiento de esta especie por parte del ciervo (M. Sicilia, observación personal), no se descartarían desplazamientos en el sentido inverso mediante otro tipo de estrategias (mayor agresividad, aumento del tamaño de grupo, etc.) (v.g. Bartos & Zirovnický 1982; Bartos et al. 1996).

Entre el arruí y el muflón, la competencia por explotación sería más probable en los hábitats abiertos, principalmente en el barbecho de un año, durante la época de escasez (verano) (Estudio 1). Además, el alto solapamiento observado en las preferencias por las herbáceas entre ambos durante este periodo (Miranda et al. 2012), apoyaría aún más la existencia de dicha competencia. El hecho de que el arruí aparezca junto al muflón con una frecuencia relativa más alta de la que se esperaría según sus densidades, y que estos encuentros no estuvieran relacionados con la similitud en la selección de hábitat (Estudio 2), haría pensar en una posible búsqueda de ventajas funcionales por parte del arruí, que no necesariamente beneficiarían de igual forma al muflón. Una de esas posibles ventajas sería la búsqueda de una mayor eficiencia en la alimentación (de Boer & Prins 1990). El muflón, por su menor tamaño, tendría una mayor capacidad de seleccionar alimento más nutritivo que el ciervo y el arruí (especies mayores) (Demment & Van Soest 1985). En nuestra zona de estudio, tanto muflón como arruí demostraron una dieta más nutritiva que el ciervo durante prácticamente todo el año (Miranda et al. 2012), lo cual apoyaría esta hipótesis (Sicilia et al. 2011). Otra de las posibles ventajas sería la asociación interespecífica en búsqueda de una mayor capacidad competitiva frente al ciervo (la especie de mayor tamaño) (Bartos et al. 1996). El arruí es una especie con un marcado gregarismo (Cassinello 2000), sin embargo, la población estudiada

presenta un bajo número de individuos (alrededor de 20), que no le permite formar grandes grupos.

La población estudiada de ciervo parece no estar muy afectada por la introducción de las dos especies de ungulados exóticos, ya que sus patrones de alimentación (Miranda et al. 2012) y selección de hábitat (ver apartado anterior) se ajustaron en gran medida a los observados en estudios previos en ausencia de potenciales competidores. No obstante, debido a las bajas densidades de arrui y muflón con respecto a la de ciervo, y dado que el uso del espacio y la selección de hábitat dependen en gran medida de mecanismos denso-dependientes (McCullough 1999; Kie & Bowyer 1999; Stewart et al. 2002), un aumento de las poblaciones de exóticas podría generar efectos negativos en la población de ciervo durante las épocas de escasez, debido al alto solapamiento observado en la selección de determinados recursos, sobre todo con el muflón.

4. IMPLICACIONES PARA LA GESTIÓN CINEGÉTICA

El manejo intensivo de las poblaciones cinegéticas, incluyendo vallado y alimentación suplementaria, son frecuentes no sólo en España (Gortázar et al. 2006; Pérez et al. 2010; Macaulay et al. 2013) sino a lo largo de todo el mundo (Demarais et al. 2002; Putman and Staines 2004; Woodroffe et al. 2014). A la luz de nuestros resultados, la gestión de ungulados en comunidades interespecíficas debería tener en cuenta las densidades de población, el origen de las especies (nativos vs. exóticos) y la fenología de las mismas. En las fincas o áreas donde se proporcione alimento suplementario y agua en puntos concretos (comederos y charcas), estos recursos deberían estar bien repartidos en el espacio o incluso ser selectivos para cada especie, sobre todo en épocas de escasez (verano) y bajo altas densidades de animales. Se pretende así evitar interacciones competitivas entre especies (en nuestro caso especialmente entre ciervo y muflón en verano) y otros problemas asociados, como podría ser la transmisión de enfermedades (v.g. Vicente et al. 2007; Barasona et al. 2013).

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio Profesional de Licenciados y Graduados en Ciencias Ambientales de Andalucía (COAMBA) por financiar la participación de la autora en el CONAMA 2014. Los estudios incluidos en este trabajo han sido financiados mediante los proyectos PBI-05-010, PREG-07-21, PAI08-0264-1987 (Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha - JCCM), CGL2007-63707/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia y FEDER) y 200830/196 (Consejo Superior de Investigaciones Científicas -CSIC). Durante la realización de este trabajo la autora disfrutó de una beca predoctoral I3P del CSIC. Asimismo, M. Miranda disfrutó de una beca predoctoral de la JCCM.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, P. & Cassinello, J. 2009. Human-induced range expansion of wild ungulates causes niche overlap between previously allopatric species: red deer and Iberian ibex in mountainous regions of southern Spain. *Annales Zoologici Fennici*, 46:39-50.
- Agencia Estatal de Meteorología. 2010. Valores climatológicos normales 1979-2000: Ciudad Real. In: AEMET (2010) Madrid. Disponible en:

<http://www.aemet.es/es/elclima/datosclimatologicos/valoresclimatologicos?l=4121&k=clm> [Verified Apr 2011].

- Bang, P. & Dahlstrom, P. 1974. Collins guide to animal tracks and signs. Collins, London, UK.
- Barasona, J.A., VerCauteren, K.C., Saklou, N., Gortázar, C. & Vicente, J. 2013. Effectiveness of cattle operated bump gates and exclusion fences in preventing ungulate multi-host sanitary interaction. Preventive Veterinary Medicine, 111:42-50.
- Barrett, R.H. & Beasom, S.L. 1980 Research needs for management of Barbary sheep in the future. En: Simpson, C.D. (ed) Symposium on ecology and management of Barbary sheep. Texas Tech Univ. Press, Lubbock, pp 106-107.
- Bartos, L. & Zirovnický, J. 1982. Hybridization between red and sika deer. III. Interspecific behaviour. Zoologischer Anzeiger, 208:20-36.
- Bartos, L., Vankova, D., Siler, J. & Losos, S. 1996. Fallow deer tactic to compete over food with red deer. Aggressive Behavior, 22:375-385.
- Bartos, L., Vankova, D., Miller, K.V. & Siler, J. 2002. Interspecific competition between white-tailed, fallow, red, and roe deer. Journal of Wildlife Management, 66:522-527.
- Berger, J. 1985. Interspecific interactions and dominance among wild great-basin ungulates. J Mammal 66:571-573
- Birch, L.C. 1957. The meanings of competition. American Naturalist, 91:5-18.
- Bon, R., Gonzalez, G., Im, S. & Badia, J. 1990. Seasonal grouping in female mouflons in relation to food availability. Ethology, 86:224-236.
- Bradshaw, C.J.A., Field, I.C., Bowman, D.M.J.S., Haynes, C. & Brook, B.W. 2007. Current and future threats from non-indigenous animal species in northern Australia: a spotlight on world heritage area Kakadu National Park. Wildlife Research, 34:419-436.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Wildlife Research, 28:111-119.
- Carranza, J. 2004. Ciervo – *Cervus elaphus*. En: Carrascal, L.M. & Salvador, A. (eds) Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Carranza, J., Detrucios, S. J. H., Medina, R., Valencia, J. & Delgado, J. 1991. Space use by red deer in a Mediterranean ecosystem as determined by radio-tracking. Applied Animal Behaviour Science, 30:363-371.
- Cassinello, J. 1998. *Ammotragus lervia*: a review on systematics, biology, ecology and distribution. Annales Zoologici Fennici, 35:149-162.

- Cassinello, J. 2000. *Ammotragus* free-ranging population in the south east of Spain: a necessary first account. *Biodiversity and Conservation* 9:887-900.
- Cassinello, J. 2002. Arrui – *Ammotragus lervia*. En: Carrascal, L.M. & Salvador, A. (eds) *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Cassinello, J. 2003. Muflón – *Ovis orientalis*. En: Carrascal, L.M. & Salvador, A. (eds) *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Cassinello, J. & Alados, C.L. 1996. Female reproductive success in captive *Ammotragus lervia* (Bovidae, Artiodactyla). Study of its components and effects of hierarchy and inbreeding. *Journal of Zoology* 239:141-153.
- Cassinello, J., Cuzin, F., Jdeidi, T., Masseti, M., Nader, I. & de Smet, K. 2008. *Ammotragus lervia*. En: IUCN 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.1. Downloaded on 13 June 2014.
- Cassinello, J., Serrano, E., Calabuig, G. & Pérez, J.M. 2004. Range expansion of an exotic ungulate (*Ammotragus lervia*) in southern Spain: ecological and conservation concerns. *Biodiversity and Conservation*, 13:851-866.
- Carranza, J. 1999. Aplicaciones de la Etología al manejo de las poblaciones de ciervos en el suroeste de la Península Ibérica: producción y conservación. *Etología*, 7:5-18
- Carranza, J. 2004. Ciervo – *Cervus elaphus*. En Carrascal, L.M. & Salvador, A. (eds). *Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <<http://www.vertebradosibericos.org/>> [In Spanish.]
- Case, T.J. & Gilpin, M.R. 1974. Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71:3073-3077.
- Caughley, G. & Sinclair, A.R.E. 1994. *Wildlife ecology and management*. Blackwell Science, Cambridge, Mass.
- Chapman, N.G., Claydon, K., Claydon, M., Forde, P.G. & Harris, S. 1993. Sympatric populations of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*): a comparative analysis of their ranging behaviour, social organization and activity. *Journal of Zoology*, 229:623-640.
- Cooper, S.M., Perotto-Baldivieso, H.L., Owens, M.K. & Figueroa-Pagan, M. 2008. Distribution and interaction of white-tailed deer and cattle in a semi-arid grazing system. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 127:85-92.
- Cransac, N. & Hewison, A.J.M. 1997. Seasonal use and selection of habitat by mouflon (*Ovis gmelini*): comparison of the sexes. *Behavioural Processes*, 41:57-67.
- Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Jullien, J.M., Maillard, D. & Lopez, J.F. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, 35:44-53.

- de Boer, W.F. & Prins, H.H.T. 1990. Large herbivores that strive mightily but eat and drink as friends. *Oecologia*, 82:264-274.
- Demarais, S., DeYoung, R.W., Lyon L.J., Williams, E.S., Williamson, S.J. & Wolfe, G.J. 2002. Biological and social issues related to confinement of wild ungulates. Technical Review 02-3. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA.
- Demment, M.W. & Van Soest, P.J. 1985. A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *The American Naturalist*, 125:641-672.
- Dolman, P.M. & Waber, K. 2008. Ecosystem and competition impacts of introduced deer. *Wildlife Research*, 35:202-214.
- ESRI. 2000. ArcView GIS. Versión 3.2a. Environmental Systems Research Institute, Redlands, California.
- Faas, C.J. & Weckerly, F.W. 2010. Habitat interference by axis deer on white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 74: 698-706.
- Falk-Petersen, J., Bohn, T. and Sandlund, O.T. 2006. On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions*, 8:1409-1424.
- Ferretti, F., Sforzi, A. & Lovari, S. 2008. Intolerance amongst deer species at feeding: roe deer are uneasy banqueters. *Behavioural Processes*, 78:487-491.
- Ferretti, F., A. Sforzi, & S. Lovari. 2011. Behavioural interference between ungulate species: roe are not on velvet with fallow deer. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 65:875-887.
- Fischer, L.A. & Gates, C.C. 2005. Competition potential between sympatric woodland caribou and wood bison in southwestern Yukon, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 83:1162-1173.
- Fisler, G.F. 1977. Interspecific hierarchy at an artificial food source. *Animal Behaviour*, 25:240-244.
- Frid A. 1994. Observations on habitat use and social organization of a huemul (*Hippocamelus bisulcus*) coastal population in Chile. *Biological Conservation*, 67:13-19.
- Garrido, J.L. 2012. La Caza, Sector Económico, Valoración por subsectores. FEDENCA-EEC: Madrid, Spain, 24 pp.
<http://www.elcotodecaza.com/sites/default/files/CAZASectoreconomico.pdf>
- Garzón-Machado, V., González-Mancebo, J.M., Palomares-Martínez, A., Acevedo-Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., Del-Arco-Aguilar, M. & Pérez-de-Paz, P.L. 2010. Strong negative effect of alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest. *Biological Conservation*, 143:2685-2694.
- Ginsberg, J.R., & Young, T.P. 1992. Measuring association between individuals or groups in behavioural studies. *Animal Behaviour*, 44:377-379.

- Gordon, I.J. & Illius, A.W. 1989. Resource partitioning by ungulates on the Isle of Rhum. *Oecologia*, 79:383-389.
- Gortázar, C., Herrero, J., Villafuerte, R. & Marco, J. 2000. Historical examination of the status of large mammals in Aragon, Spain. *Mammalia*, 64:411-422.
- Gortázar, C., Acevedo, P., Ruíz-Fons F. & Vicente, J. 2006. Disease risks and overabundance of game species. *European Journal of Wildlife Research*, 52:81-87.
- Gray, G.G. 1985. Status and distribution of *Ammotragus lervia*: a worldwide review. En: Hoefs, M. (ed.), *Wild Sheep. Distribution, Abundance, Management and Conservation of the Sheep of the World and Closely Related Mountain Ungulates*. Northern Wild Sheep and Goat Council, Whitehouse, Yukon, pp 95-126.
- Hadjisterkotis, E. 2000. Dangers facing the Cyprus mouflon from poaching desertification, forest fires, diseases and alien species. *International Mouflon Symposium*, Sopron, Hungary, October 27-29, 2000.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. 2000. *Applied Logistic Regression*, 2nd ed. John Wiley and Sons Inc, New York.
- Hooge, P.N. & Eichenlaub, B. 1997. Animal movement extension to ArcView®. Version 1.1 [computer program]. Alaska Science Center – Biological Science Office, US Geological Survey, Anchorage.
- Jenkins, K.J. & Wright, R.G. 1988. Resource partitioning and competition among cervids in the Northern Rocky Mountains. *Journal of Applied Ecology*, 25:11-24.
- Johnston, D. S. 1980. Habitat utilization and daily activities of Barbary sheep. Pages 51-58 in *Proceedings of Symposium on Ecology and Management of Barbary sheep*. C. D. Simpson, technical coordinator. Texas Tech University Press, Lubbock, USA.
- Keddy, P.A. 1989. *Competition*. Chapman and Hall, London.
- Kie, J.G. & Bowyer, R.T. 1999. Sexual segregation in white-tailed deer: density-dependent changes in use of space, habitat selection, and dietary niche. *Journal of Mammalogy*, 80:1004-1020.
- Krämer, A. 1973. Interspecific behavior and dispersion of two sympatric deer species. *Journal of Wildlife Management*, 37:288-300.
- Lazo, A., Soriguer, R.C. & Fandos, P. 1994. Habitat use and ranging behavior of a high-density population of Spanish red deer in a fenced intensively managed area. *Applied Animal Behaviour Science*, 40:55-65.
- Long, J.L. 2003. *Introduced mammals of the world: their history, distribution and influence*. CSIRO publishing, Collingwood.
- Macaulay, L.T, Starrs, P.F. & Carranza, J. 2013. Hunting in managed oak woodlands: contrasts among similarities. En: Campos, P. (eds) *Mediterranean oak woodland*

- working landscapes. Landscape Series 16, Springer Science+Business Media Dordrecht, pp 311-350.
- MAGRAMA 2010. Estadística de caza 2005-2010. Tablas resumen.
http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/estadisticas/est_anual_caza.aspx
- MAGRAMA 2012. Avance Anuario de Estadística 2012, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid, España. <http://www.magrama.gob.es>
- Manly, B.F.J., MacDonald, L.L., Thomas, D.L., MacDonald, T.L. & Erickson, W.P. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies, second ed. Chapman and Hall, London.
- McCullough, D.R. 1999. Density dependence and life-history strategies of ungulates. *Journal of Mammalogy* 80:1130-1146.
- Miranda, M., Sicilia, M., Bartolomé, J., Molina-Alcaide, E., Gálvez-Bravo, L. & Cassinello, J. 2012. Contrasting feeding patterns of native red deer and two exotic ungulates in a Mediterranean ecosystem. *Wildlife Research*, 39:171-182.
- Morse, D.H. 1977. Feeding-behaviour and predator avoidance in heterospecific groups. *Bioscience*, 27:332-339.
- Newcombe, R.G. 1998. Interval estimation for the difference between independent proportions: comparison of eleven methods. *Statistics in Medicine*, 17:873-890.
- Ogren, H. 1965. Barbary sheep. New Mexico Department of Game and Fish Bulletin, 13, Santa Fe.
- Pipia, A., Ciuti, S., Grignolio, S., Luchetti, S., Madau, R. & Apollonio M. 2008. Influence of sex, season, temperature and reproductive status on daily activity patterns in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behaviour*, 145:1723-1745.
- Pérez-González, J., Barbosa, A.M., Carranza, J. & Torres-Porras, J. 2010. Relative effect of food supplementation and natural resources on female red deer distribution in a Mediterranean ecosystem. *Journal of Wildlife Management*, 74:1701-1708.
- Proffitt, K.M., White, P.J. & Garrott, R.A. 2010. Spatio-temporal overlap between Yellowstone bison and elk – implications of wolf restoration and other factors for brucellosis transmission risk. *Journal of Applied Ecology*, 47:281-289.
- Putman, R.J. 1994. *Community Ecology*. Chapman and Hall, London.
- Putman, R.J. 1996. Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblies. Chapman and Hall, London.
- Putman, R.J. & Staines, B.W. 2004. Supplementary winter feeding of wild red deer *Cervus elaphus* in Europe and North America: justifications, feeding practice and effectiveness. *Mammal Review*, 34:285-306.
- Rodríguez-Luengo, J.L., Fandos, P. & Soriguer, R. 2002. Muflón, *Ovis gmelini* Pallas, 1811. En: Palomo, L.J. & Gisbert, J. (eds) *Atlas de los Mamíferos Terrestres de*

- España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – SECEM – SECEMU, Madrid.
- Rodríguez-Luengo, J.L., Fandos, P. & Soriguer, R.C. 2007. *Ovis aries* Linnaeus, 1758. En: Palomo, L.J., Gisbert, J. & Blanco, J.C. (eds) Atlas y libro rojo de los mamíferos de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Rodríguez-Piñero, J.C. & Rodríguez-Luengo, J.L. 1992. Autumn food-habits of the Barbary sheep (*Ammotragus lervia* Pallas 1977) on La Palma Island (Canary Islands). *Mammalia* 56:385-392.
- Sahlsten, J., Bunnefeld, N., Mansson, J., Ericsson, G., Bergstrom, R. and Dettki, H. 2010. Can supplementary feeding be used to redistribute moose *Alces alces*? *Wildlife Biology*, 16:1-85.
- Shank, C.C. 1985. Inter- and intra-sexual segregation of chamois (*Rupicapra rupicapra*) by altitude and habitat during summer. *Zeitschrift fur Saugetierkunde*, 50:117-125.
- Sicilia, M. 2011. Ecología y comportamiento de ungulados en simpatria en un ambiente mediterráneo: interacciones entre especies nativas y exóticas de interés cinegético. Tesis doctoral. Universidad de Castilla-La Mancha, Ciudad Real, España.
- Sicilia, M., Miranda, M & Cassinello, J. 2011. Interspecific behaviour in temperate ungulates: an alien adult male associates with a group of non-conspecifics. *Belgian Journal of Zoology*, 141:56-58.
- Sinclair, A.R.E. 1985. Does interspecific competition or predation shape the African ungulate community? *Journal of Animal Ecology*, 54:899-918.
- Smit, I.P.J., Grant, C.C., Devereux & B.J. 2007. Do artificial waterholes influence the way herbivores use the landscape? Herbivore distribution patterns around rivers and artificial surface water sources in a large African savanna park. *Biological Conservation*, 136:85-99.
- Spear, D. & Chown, S.L. 2009. Non-indigenous ungulates as a threat to biodiversity. *Journal of Zoology*, 279:1-17.
- Stewart, K.M, Bowyer, R.T., Kie, J.G., Cimon, N.J. & Johnson, B.K. 2002. Temporospatial distributions of elk, mule deer, and cattle: resource partitioning and competitive displacement. *Journal of Mammalogy*, 83:229-244.
- Torres-Porras, J., Carranza, J., Pérez-González, J., Mateos, C. & Alarcos, S. 2014. The tragedy of the commons: unsustainable population structure of Iberian red deer in hunting estates. *European Journal of Wildlife Research*, 60:351-357.
- Vázquez, D.P. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions*, 4:175-191.
- Veblen, T.T., Mermoz, M., Martin, C. & Kitzberger, T. 1992. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi national park. *Conservation Biology*, 6:71-83.

- Vicente, J., Höfle, U., Garrido, J.M., Fernández-de-Mera, I.G., Acevedo, P., Juste, R., Barral, M. & Gortázar, C. 2007. Risk factors associated with the prevalence of tuberculosis-like lesions in fenced wild boar and red deer in south central Spain. *Veterinary Research*, 38:451-464.
- Waser, P.M. 1982. Primate polyspecific associations: do they occur by chance? *Animal Behaviour*, 30:1-8.
- Wiens, J.A. 1989. The ecology of bird communities. Volume 2: Processes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.
- Williamson, D.T. 1990. Habitat selection by red lechwe (*Kobus leche leche* Gray, 1850). *African Journal of Ecology*, 28:89-101.
- Woodroffe, R., Hedges, S. & Durant, S.M. 2014. To fence or not to fence. *Science*, 344:46-48.
- Zuckerman, S. 1953. The breeding seasons of mammals in captivity. *Proceedings of Royal Society of London*, 122:827-949.



Figura 1. Localización del área de estudio en la Península Ibérica y distribución de los tipos de hábitats, comederos, charcas y puntos de observación en la finca. Se muestran los cambios anuales en los hábitats abiertos (i.e., ARADO, 1BARBECHO, 2BARBECHO) como resultado del sistema rotativo de cultivo.

Tabla 1. Correspondencia con meses y estaciones de cada uno de los niveles de la variable “Periodo reproductivo” (CRÍA, CRÍA-CELO, CELO y CELO-CRÍA) para cada especie de estudio.

Periodos reproductivos	Meses	Estaciones
Ciervo^a		
CRÍA	abril, mayo	Primavera temprana-media
CRÍA-CELO	junio-mediados de agosto	Primavera tardía; verano temprano-medio
CELO	finales de agosto-septiembre	Verano medio-tardío
CELO-CRÍA	octubre-marzo	Otoño-invierno
Muflón^{b,c}		
CRÍA	abril, mayo	Primavera temprana-media
CRÍA-CELO	junio-septiembre	Primavera tardía; verano
CELO	octubre-noviembre	Otoño temprano-medio
CELO-CRÍA	diciembre-marzo	Otoño tardío; invierno
Arrui^{d,e,f}		
CRÍA	marzo-mayo	Invierno tardío; primavera temprana-media
CRÍA-CELO	junio-agosto	Primavera tardía; verano temprano-medio
CELO	septiembre-octubre	Verano tardío; otoño temprano-medio
CELO-CRÍA	diciembre-febrero	Otoño tardío; invierno temprano-medio

Referencias: ^aCarranza (2004), ^bBon et al. (1990), ^cCassinello (2003), ^dZuckerman (1953), ^eOgren (1965), ^fCassinello and Alados (1996).

Tabla 2. Descripción de los niveles de la variable “Periodo reproductivo” para cada diada en el Estudio 2. Se explica también la correspondencia con meses y estaciones de cada uno de esos niveles.

Periodos reproductivos	Meses	Estaciones
Ciervo y Muflón^{a,b,c}		
CRÍA	abr-may	Primavera temprana-media
CRÍA-CELO	jun-mediados ago	Primavera tardía; verano temprano-medio
CELO en Ciervo (CELOc)	finales ago-sep	Verano medio-tardío
CELO en Muflón (CELOm)	oct-nov	Otoño temprano-medio
CELO-CRÍA	dic-mar	Otoño tardío; invierno
Ciervo y Arrui^{a,d,e,f}		
CRÍA	mar-may ^g	Invierno tardío; primavera temprana-media
CRÍA-CELO	finales jun-sep	Primavera tardía; verano temprano-medio
CELO en Ciervo y Arrui (CELO)	finales ago-sep	Verano medio-tardío
CELO en Arrui (CELOa)	oct-nov	Otoño temprano-medio
CELO-CRÍA	dic-mar	Otoño tardío; invierno
Muflón y Arrui^{b,d,e,f}		
CRÍA	mar-may ^g	Invierno tardío; primavera temprana-media
CRÍA-CELO	jun-ago	Primavera tardía; verano temprano-medio
CELO en Arrui (CELOa)	sep	Verano tardío
CELO en Muflón y Arrui (CELO)	oct-nov	Otoño temprano-medio
CELO-CRÍA	dic-feb	Otoño tardío; invierno temprano-medio

Referencias: ^aCarranza (2004), ^bBon et al. (1990), ^cCassinello (2003), ^dZuckerman (1953), ^eOgren (1965), ^fCassinello and Alados (1996).

^gEstos periodos van desde marzo a mayo para poder incluir también el comienzo del periodo reproductor del arrui.